Ein Beitrag

zur

Entwicklungsgeschichte der Linse.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

in der

gesamten Medicin

einer

hohen medicinischen Fakultät

der

kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem

Präsidium des Herrn Prof. Dr. Rüdinger

vorgelegt von

Toyotaro Inouye

in Japan approb. Arzt.

München.

Buchdruckerei von M. Ernst.

1895.

Ein Beitrag

zur

Entwicklungsgeschichte der Linse.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

in der

gesamten Medicin

einer

hohen medicinischen Fakultät

der

kgl. bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

unter dem

Präsidium des Herrn Prof. Dr. Rüdinger

vorgelegt von

Toyotaro Inouye

in Japan approb. Arzt.

München.

Buchdruckerei von M. Ernst.

1895.

Die im Nachstehenden kurz angeführten jeweiligen Resultate der Forschungen, wie sie sich aus der in historischer Reihenfolge gebrachten einschlägigen Literatur ergeben, sollen die Entwicklung der Erkenntnis von der Entstehung der Linse und den heutigen Stand der Forschung darlegen.

Die Frage nach der Entwicklung der Linse hing anfangs mit der Frage über die Genese der primären und sekundären Augenblase zusammen. Die älteren Embryologen, wie Baer, glaubten, die Linse wie der Glaskörper entstehe durch Gerinnung des Inhalts der primären oder secundären Augenblase. Nach der Entdeckung Huschkes drehte sich die Frage um die Rolle, welche die beiden Schichten des Ectoderm bei der Entwicklung der Linse spielen, was dazu führte, für die einzelnen Klassen der Wirbeltiere einen verschiedenen Entwicklungsgang anzunehmen. Gegenstand längerer Untersuchungen war dann das Verhältnis zwischen den einzelnen Teilen der Linse, Epithel, Fasernkapsel etc.

Huschke[1]) ist als Begründer der gegenwärtig allgemein angenommenen und bewiesenen Theorie über die Linsenbildung zu betrachten. Er entdeckte beim Hühnchen eine Verdickung des äusseren Keimblattes, aus der sich eine immer mehr vertiefende und verengende Grube bildet, die endlich ein geschlossenes Hohlgebilde darstellt; dieses schnürt sich immer mehr ab bis zur völligen Loslösung von seiner Ursprungsschicht. Huschke betrachtete die Hohlkugel als Linsenkapsel, aus deren Differenzierung die wesentlichen

[1]) Meckels Archiv 1832. Ueber die erste Entwicklung des Auges.

Bestandteile der Linse sich später bilden, so dass er in dieser Hinsicht noch zur alten Schule der Embryologen gehört. Seine Entdeckung fand Bestätigung in einer Arbeit von E. Vogt[1]), die uns auch die erste Nachricht über die innere Struktur der Linse in ihrem früheren Entwicklungsstadium brachte. Er erkannte nämlich, dass die Linse anfänglich aus Zellen bestehe, und zwar aus denselben Epidermiszellen, welche die Linsengrube auskleideten. Auch bilde sich nicht die Linsenkapsel, sondern das Linsenfasernsystem.

Remak[2]) konstatierte für den Frosch, dass die Verdickung und Einstülpung, welche zur Bildung der Linse führt, nur an der tiefen Schicht des Hornblattes vor sich gehe und stellte die Entwicklung der Linse in ihren Fundamentalzügen etwa so fest: Das Hornblatt verdickt sich, stülpt sich zu einem Sack ein, der sich alsbald in Form einer dickwandigen Hohlkugel abschnürt; aus den cylindrischen Wandzellen der Linsenblase entstehen durch Verlängerung die Linsenfasern, beinahe parallel der Sehaxe. In einiger Entfernung vom vorderen Ende hat jede Faser einen Kern, die durch ihre Anordnung eine (Meyer's Kern) Zone bilden. Das hintere Ende einer jeden Faser berührt die Linsenkapsel, das vordere das Linsenepithel.

Ammon[3]) trat zu den andern Forschern in Widerspruch, indem er die Linsenanlage des menschlichen Embryo als eine solide betrachtet, da er keine Oeffnung in der embryonalen Anlage finden konnte. —

Die Linsenfaserbildung machte besonders Becker[4]) zum Gegenstand genauer Untersuchungen. Er sagt am

---

[1]) Embryologie des Salmons. Neuchâtel 1842.

[2]) Ueber die Entwicklung der Batrachier. Berlin 1855.

[3]) Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefes Archiv. IV. I. 1858.

[4]) Bau der Linse beim Menschen und der Wirbeltiere. Graefes Archiv. IX. II 1863.

Schlusse seiner Arbeit: „wenn uns auch über die Entwicklung der menschlichen Linse zahlreiche Beobachtungen fehlen, so genügen doch die vorhandenen, wenn auch nicht den frühesten Stadien entnommen, um für dieselbe im wesentlichen den gleichen Bildungsprocess anzunehmen, eine Annahme, welche übrigens schon im Voraus wegen der grossen Uebereinstimmung, welche darüber bei den verschiedensten Tierklassen besteht, die grösste Wahrscheinlichkeit für sich hat. —

Kessler[1]) stellt für die Linse des Hühnchens fest, dass an der vorderen Linsenwand die Zellen in 3—4 Schichten lagern, die sich allmälich in eine einzige Lage ineinander schieben, welche die Wand der Linsenkapsel innen auskleidet. Bei Triton beobachtet er den nämlichen Bildungsprocess der Linse, wie Remak beim Frosch und fügt noch bei, dass $^2/_3$ der Oberfläche der Linsenblase von den Linsenepithel umschlossen werden, dessen Zellen vom Aequator medianwärts niedriger und breiter werdend, allmählich in Linsenfasern übergehen. Er weist auch darauf hin, dass beim Triton die Linse relativ sehr gross, der Glaskörper relativ sehr klein sei.

Lieberkühn[2]) sagt über das Auge vom Alytes: die Linse entsteht genau so, wie es von Remak für den Frosch beschrieben ist, von den zwei Schichten des oberen Blattes ist es nach Remak's Darstellung nur die tiefere, welche das Material zu der soliden scheibenförmigen Verdickung liefert, die gegen die primitive Augenblase sich einstülpt und zur Linsenblase sich abschnürt. Die Linse ist kugelig und entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie es Kessler auch für Triton angiebt. Lieberkühn stimmt in den wichtigsten Punkten über die Entstehung der Linsen-

[1]) Untersuchungen über die Entwicklung des Auges beim Hühnchen und Triton. In.-Dissert. Dorpat 1877.

[2]) Ueber das Auge des Wirbeltieres. Cassel 1872.

kapsel beim Vogelembryo überein mit Sernot,[1]) ohne dessen Unteruchung bei seinen Arbeiten gekannt zu haben.

Ritter[2]) beschreibt die Augen eines Embryo der fünften Woche als zwei kleine, nur mit der Lupe sicher zu entdeckende rötliche Punkte, über dem vorderen Ende der vorderen Hirnblase, 3 mm von einander entfernt, dicht neben der Mittellinie gelegen. Eine Begrenzung der Bulbusform war noch nicht vorhanden, die Pigmentierung stand im Anfang. Die Linse enthielt im Inneren noch eine kleine Höhle und war durch einen soliden trichterförmigen Stiel an die Oberhaut befestigt.

Auch Götte[3]) schreibt: „Die Linse entwickelt sich als solide Wucherung der aktiven Schicht des oberen Keimblattes, welche erst nachträglich und ohne Vermittlung einer Einstülpung eine Höhle erhält. Indem die Aussenwand dieser Linsenblase sich verdünnt, die innere dagegen kugelförmig verdickt gegen die erstere vorragt, entsteht das Bild, welches die primäre Keimschicht mit der Dotterzellenmasse darstellt. Dieser Vergleich trifft umsomehr zu, als jene Aussenwand als Linsenepithel die übrige kugelige, eigentliche Linsenmasse allmählich medianwärts umwächst.“

Der Glaskörper und die Hornhaut (ausgenommen das Epithel) sind Produkte des mittleren Keimblattes.

J. Arnold[4]) aber tritt in einen gewissen Gegensatz zu den andern Forschern. Er stellte seine Untersuchungen an Rindsembryonen an und behauptet, die erste Anlage der Linse bestehe in einer soliden Wucherung des äusseren

---

[1]) Russische kriegsärztliche Zeitschrift 1871 Centralblatt für med. Wissenschaften 1872 Nr. 13.

[2]) Zweiter Beitrag zur Histogenese des Auges. Graefes Archiv X. II 142. 1846.

[3]) Kurze Mitteilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Archiv f. Mikros. Anat. IX. 1873.

[4]) Graefe & Saemische, Handbuch der Augenheilkunde, Leipzig 1874. Artikel Linse v. J. Arnold.

Keimblattes, entsprechend der Ausdehnung der primären Augenblase. Diese Wucherung lasse zu einer gewissen Zeit (Emargonen von 9 mm Länge) drei Schichten erkennen; eine innere quergestreifte, eine äussere längsgestreifte und eine mittlere körnige. Die Zellen der letzteren hellen sich dann auf, schmelzen ein und so entstehe das Linsenbläschen. An gleicher Stelle giebt aber Arnold zu, dass er diese Beobachtung nur für Rindsembryonen aufrecht erhalte, dass dagegen bei anderen Säugern vielleicht eine andere Art der Entwicklung stattfinden möge, nämlich die der Einstülpung, wie sie Kessler für Mäuseembryonen schon beschrieben hat, über die aber von anderen Säugetieren keine eingehenderen Angaben vorliegen. Die Zellen der Hornschicht in der Linsengrube hellen sich auf, ihre Kerne gehen zu Grunde und sie zerfallen bei der folgenden Verdickung der hinteren Linsenwand. Sie spielen also bei der Linsenbildung nur eine transitorische Rolle. Von den Fischen wiederum constatiert Schenk[1]), das Linsengrübchen sei bei ihnen nahezu verschwindend klein, so dass man zuweilen statt eines Grübchens eine Zellenmasse findet, die nur aus den tieferen Zelllagen des äusseren Keimblattes besteht, während die oberflächlichste einzellige Schicht unverändert von der Linsengrube vorüberzieht, ohne sich an der Bildung dieses Organs zu beteiligen. Während der späteren Bildung hat Schenk in den Linsenfasern eine Kernzone nie wahrnehmen können.

Einen kritischen Standpunkt nimmt Mihalkowics[2]) ein und bespricht die zwei in der Literatur sich gegenüber stehenden Ansichten: nach der einen soll sich die Linse bei manchen Wirbeltieren aus einer etwas verdichteten Stelle des äusseren Keimblattes, die sich dann von letzteren in Gestalt einer Hohlkugel abschnürt, bilden (Huschke,

[1]) Lehrbuch der vergl. Embryologie 1874 Nr. 45.

[2]) W. v. Mihalkowics, Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Archiv Mikr. Anatomie Bd. XI 1875.

Vogt, Remak, Babuchin, Lieberkühn, Kessler), während die zweite Ansicht angiebt, das Linsenbläschen entstehe aus einer Verdickung des äusseren Keimblattes, in der später eine Spaltung oder Aufhellung der centralen Zellen eintritt (Ammon, Barkon, Schenk, Götte, J. Arnold.) Beim Hühnchen ist man so ziemlich einig, dass der Modus der Entwicklung nach der erst geschilderten Art geschieht, hingegen wird noch neuerdings für die Batrachier von Götte und für den Rindsembryo von J. Arnold das letztere angegeben. Eigentümlicher Weise wird für andere Säugetiere, z. B. Mäuseembryonen, von Kessler die Bildung in Form eines abgeschnürten Bläschens beschrieben. Der Autor schreibt seine Beobachtungen über Linsenentwicklungen hier besonders deshalb, weil sie ihn aufs klarste überzeugt haben, dass die Bildung der Linse auch bei Säugetieren nach der Art der Einstülpung geschieht, wenn auch in etwas modificierter Weise, und dass bei der weiteren Bildung nur die active Schicht Götte's (das Linnesblatt Strikers) beteiligt ist, während die passive Schicht (Hornblatt Strikers) eine eigentümliche Wucherung am Grunde des Linsengrübchens eingeht, die aber für die weitere Bildung der Linse ohne Bedeutung ist, indem ihre Zellen verfallen und zu Grunde gehen.

Das flache Linsengrübchen besteht bei einem 7 mm langen Rindsembryo aus 2 Schichten, einer tieferen und einer äusseren, die aus 1—2 Lagen platter Zellen zusammengesetzt sind. Am Rande des Grübchens gehen beide Schichten in die entsprechenden dünneren Lagen des Hautsystems über. Es zeigt sich also deutlich, dass die erste Anlage der Linse in einer Einstülpung von Seite des äusseren Keimblattes besteht.

Weiter schreibt Mihalkowics: „Als Resultat dieser kurzen Erörterung möchte ich also erstens anführen, dass die Linsenfasern und das Linsenepithel umgewandelte cylin-

drische Zellen des Sinnesblattes sind, folglich an der Zusammensetzung der ausgebildeten Linse keinerlei Elemente der gewesenen Hornschicht mehr beteiligt sind. Als zweiten Punkt muss ich den Satz aufstellen, dass die Linsenbildung beim Kaninchenembryo in Form einer Einsenkung des äussersn Keimblattes und Abschnürung zu einem mit Zellen gefüllten Bläschen geschieht. Wie verhält sich aber dieser Befund mit der Angabe J. Arnold's von einer soliden Wucherung? Darüber gaben mir Schnitte von der Kapsel eines 11 mm langen Rindsembryos folgenden Aufschluss: Die Linse bestand aus einer halbkugelförmigen Einsenkung des Sinnesblattes, deren Vertiefung von gewucherten Zellen des Hornblattes ganz ausgefüllt war. Der einzige Unterschied bestand darin, dass beim Rindsembryo die Hornzellen das Linsengrübchen nicht nur ausfüllen, sondern sogar etwas darüber hinaus prominiren. An Schnitten, die die Peripherie der Linsenanlage trafen, schien es, als wenn eine solide Wucherung vorhanden wäre, indem die oberen Zelllagen des Sinnesblattes quer getroffen waren und für einige körnige Masse imponirten. Schnitte von der Mitte der Linsenanlage zeigten aber klar, dass die Angabe J. Arnold's von der soliden Wucherung nicht in dem Sinne zu nehmen ist, wie er es angiebt, dass hier 3 Schichten vorhanden wären: eine innere quergestreifte, eine äussere längsgestreifte und eine mittlere körnige, wo dann durch Aufhellung der letzteren das Linsenbläschen entsteht, das gerade so beschaffen ist, wie die dem Retinalblatt zugekehrte Hälfte, indem sie doch nicht aus den glatten, lichten, oder gekörnten (den Hornzellen) Zellen entstehen kann, die nach J. Arnold selbst nur zum Zugrundegehen bestimmt sind. Ich finde also für die Linsenbildung der Säugetiere den einfachen Ausdruck der soliden Wucherung nicht korrekt genug, denn es entsteht von Seite des Sinnesblattes eine vollständige Einsenkung und Abschnürung in Form einer

Kugel, die von der Bildung des Linsenbläschens bei Vögeln durchaus nicht verschieden ist; nur geht bei Sängern Hand in Hand mit der Einsenkung eine Wucherung der Hornzellen in der Linsengrube vor sich, die den Innenraum der Kugel mehr (z. B. bei Rindsembryonen) oder weniger (bei Kaninchenembryonen) ausfüllt. Nur auf diese Art ist es erklärlich, dass ein Bläschen zu Stande kommt, dessen äussere Hälfte aus denselben Elementen besteht und denselben Ursprung hat, wie die innere. Schliesslich berichtete er noch einiges über die erste Anlage der Krystalllinse bei Vögeln und Fischen. Von Batrachiern besitzt er keine Erfahrungen. Die Anlage der Linsen bei Vögeln besteht in einem sich von Epiblast abschnürenden hohlen Bläschen, wie das zuerst von Huschke beim Hühnchen gesehen wurde (Meckel's Archiv 1832 P. 3), darüber sind jetzt alle Autoren so ziemlich einig. Auch ich konnte hier keine derartige Wucherung der Hornzellen am Grunde des Linsenblättchens wahrnehmen, wie bei Säugetierembryonen, überzeugte mich aber, dass die eigentliche Wand des Linsenbläschens auch hier nur vom verdickten Sinnesblatt gebildet wird, während die platten Hornzellen zwar mit eingestülpt werden, aber zu keinem soliden Zapfen herauswuchern, sondern angequollen in 1—2 Lagen einige Zeit lang an der Innenwand des abgeschnürten Bläschens zu sehen sind. Im Uebrigen ist das Innere der Hohlkugel von Flüssigkeit erfüllt. Beim Beginn der Linsenfaserbildung zerfallen diese Zellen in kleine Kügelchen und gehen schliesslich zu Grunde. Nur beim Vogel trifft also die herkömmliche Beschreibung, die Linsenanlage bestehe in einer Hohlkugelartigen Abschnürung vom Epiblast zu. Anders ist es bei den Fischen. Mihalkovics untersuchte auf diesen Gegenstand Lachsembryonen und fand, dass die Linsenbildung hier nach derselben Art vor sich geht, wie bei den Säugetieren. Es bildet sich nämlich gegen den 22.—24. Ent-

wicklungstage eine flache Stelle, bestehend aus den beiden Zelllagen des Epiblast, dann biegt sich das Sinnesblatt gegen den 24. und 26. Tag in Form einer konischen Einstülpung gegen die primäre Augenblase um und enthält im Centrum einen schmalen Zapfen von Hornzellen, der noch eine Zeit lang mit der Hornschicht des Epiblasts in Verbindung steht. Durch Vereinigung der Ränder schnürt sich die solide Linsenanlage ab und birgt so in ihrem Innern die platten Zellen der Hornschicht. Letztere vergrössern sich dann zu schönen kernhaltigen Zellen, die das solide Centrum der Fischlinse bilden. Während sich fernerhin die schlanken Zellen der Aussenwand zu einem niedrigen Cylinderepithel umformen, wachsen jene der hinteren Wand zu den Linsenfasern aus, indem sie sich in mehrere concentrische Lagen schichten, und die grossen kernhaltigen Zellen der Hornschicht so zu sagen umschachteln. Letztere fand sich auch noch am 4.—6. Entwicklungstage im Centrum der Linse wohl conservirt. Aus diesen Erörterungen Mihalkowics ist zu sehen, dass die Linsenanlagen auch bei Fischen in einer Einstülpung von Seite des Sinnesblattes besteht, deren Lumen von den hineingewucherten Zellen der Hornschicht ausgefüllt wird. Im Wesen ist der Vorgang mit jenem bei Säugetieren vorkommenden gleich, die Linsenfasern entstehen auch hier nur aus den Zellen des Sinnesblattes.

Manz[1]) in Freiburg schreibt in der Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges, über die Bildung der sekundären Augenblase: Die primäre Augenblase ist in der ebenbeschriebenen Lage bedeckt von dem Hornblatt und bei den Säugetieren wenigstens, auch von dem mittleren Hornblatt, welches hier als Kopfblatt bezeichnet wird, und

[1]) Handbuch der gesammten Augenheilkunde Graefe u. Sämische 1875 Leipzig.

welchen auch der His'sche Zwischenstrang angehört. Uebrigens ist in dieser Zeit auch für die Säugetiere die zwischen Augenblase und Hornblatt ausgebreitete Schicht derselben ziemlich dünn, so dass ihre Existenz noch manchem Zweifel begegnet, und Einige für die Kopfplatten hier eine Unterbrechung annehmen. Der Höhe der Augenblase gegenüber erfolgt nun eine Wucherung und Einsenkung des Hornblattes zu der sogenannten Linsengrube, welche bei den Säugetieren und Vögeln nach aussen offen, bei den Fischen und Batrachiern dagegen durch die äusserste Lage des Hornblattes geschlossen ist. Dadurch entsteht zunächst eine sackförmige hohle Einsenkung, unter welcher notwendigerweise bei den Säugetieren wenigstens eine dünne Lage des mittleren Keimblattes liegen muss. Das hohle, anfangs mit der freien Körperoberfläche communicierende Säckchen entfernt sich nun mehr und mehr von dieser, es bildet sich ein kurzer Stiel als Rest des Zusammenhangs jenes mit dem Hornblatt, der immer dünner wird und sich endlich ablöst; doch bleibt das Linsensäckchen noch lange Zeit in Berührung mit der Oberhaut, bis endlich, wie wir sehen werden, die Kopfplatten sich dazwischen schieben.

Würtzburg[1]) bespricht nur ein spätes Stadium der Linsenentwicklung.

Kölliker[2]) schreibt vom Kaninchenembryo: Gehen wir nun zur Linsenanlage über, so finden wir eine 0,21 mm tiefe Grube, die von einer verdickten Fortsetzung des Hornblattes ausgekleidet ist und an ihrer Mündung etwa 0,20 mm misst, somit ein sehr frühes Stadium der Linsenbildung. Die Dicke der Linsenwand steigt von der Mündung bis zum Grunde der Grube und misst dort 16 und hier 27—32—40 mm,

[1]) Zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierauges. Inaugural-Dissertation Berlin 1876.

[2]) Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Würzburg 1883.

während die Epidermis dicht an der Mündung der Grube 14—15 mm beträgt. Dem Bau nach besteht die Linsenwand allem Anschein nach aus zwei bis drei Lagen verlängerter Zellen, während die Epidermis nur eine solche Lage und Andeutungen einer oberflächlichen Schicht mehr abgeplatteter Elemente aufweist. Um die ganze Linse herum geht eine feine Linie, welche in eine unter der Epidermis verlaufende ähnliche Begrenzung sich fortsetzt und möglicherweise die erste Anlage der Linsenkapsel ist.

Koranyi[1]) giebt als Resultate seiner vergleichend embryologischen Untersuchungen an, für Mammalien: Vor allem verdickt sich das Ectoderm. Die oberflächlich gelegene Schicht bildet den kugeligen Zellenhaufen, die tiefere die cylindrische Zellenlage. Dann stülpt sich die verdickte aktive Schicht ein, die Ränder der Grube verwachsen, endlich schnürt sich die Linsenblase ab und entfernt sich vom Ectoderm, mit dem sie noch durch einen Stiel zusammenhängt. Durch diesen Vorgang entsteht eine geschlossene Hohlkugel. Ueber ihr erstrecken sich die Kopfplatten, die endlich zusammenwachsen und somit der durch das Ectoderm eingestülpten dünnen Mesodermanlage die Linsenkapsel bilden. Jetzt folgt die bekannte Entwicklung der Fasern. Was das Schicksal des passiven Zellhaufens während dieser Veränderungen ist, kann nur mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit aus dem oben erwähnten gefolgert werden.

Es können zweierlei Eventualitäten vorkommen: Entweder lösen sich die fraglichen Zellen auf, bevor die Linsengrube sich noch geschlossen hätte, oder aber sie gelangen während der Abschnürung in das Innere der Linsenblase, wo sie dann verkümmern. Ich konnte diese Zellen im Innern der Linsenblase nur beim Kaninchen finden.

[1]) Beitrag zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbeltieren. Monatschr. für Anat. und Hist. Bd. VII 1886.

(v. Mihalkovics veröffentlichte das Bild desselben Präparates am citierten Ort.) Für Vögel: Von Vögeln hatte ich nur Hühner zur Verfügung, bei denen ich nicht im Stande war, eine Spur der Wucherung der passiven Schicht wahrzunehmen. Ich konnte nur solche Vorgänge sehen, die schon oft ausführlich besprochen worden sind.

Für Reptilien: Aus den Beobachtungen folgt, dass bei den Reptilien, sowie bei den höheren Wirbeltieren die Linsenentwicklung den beschriebenen Verlauf hat. Die wesentlichen Bestandteile der Linse entstehen aus der tieferen ectodermalen Schicht, während die äussere Schicht dieselbe Rolle spielt wie bei den Mammalien. An dem Präparate, welches die Linsengrube vorstellt, sehen wir an Stelle der gewucherten passiven Schicht nur unbedeutende Zellentrümmer. Dieser Umstand dürfte der Behandlung zugeschrieben werden. Sonst ist die Herkunft der die Linsenblase füllenden Zellen nicht zu erklären. Es kann auch angenommen werden, dass diese Wucherung bei den Eidechsen immer so kümmerlich ausfällt, da wir auch bei den Mammalien eine auffallende Schwankung in der Masse der gebildeten Zellen sehen.

Für Batrachier: Aus diesen Fällen kann gefolgt werden, dass eine beträchtlichere Wucherung der passiven Schicht bei diesen Tieren nicht stattfindet, doch muss eine mässige vorhanden sein, aus deren Elementen sich die im Hohlraume der Blase befindenden Trümmer bilden. Für Fische: Diese Thatsachen beweisen, dass bei den Fischen die Linsenentwicklung denselben Verlauf nimmt, wie es bereits bei den Mammalien beschrieben wurde. Die aktive Schicht des verdickten Ectoderm stülpt sich ein, schnürt sich ab und nimmt die gewucherten Zellen der passiven Schicht durch diesen Vorgang in das Innere der so gebildeten Linsenblase auf. Diese Zellen gehen in der Richtung von innen nach aussen zu Grunde. Hernach beginnt die Faserentwicklung. Blos

bei Torpedo erschien das Vorhandensein dieser Zellen zweifelhaft. Wir können das Ergebnis dieser Untersuchungen kurz in den folgenden Sätzen zusammenfassen: Die Linse bildet sich bei allen Wirbeltieren durch Einstülpung und Abschnürung des Ectoderms. Die wesentlichen Bestandteile der Linse gehen aus Veränderungen der tieferen Schicht desselben hervor. Die Zellen der gewucherten oberflächlichen Schicht füllen erst die Linsengrube, dann die Linsenblase aus, wo sie endlich vollkommen zu Grunde gehen. Die Wucherung dieser Zellenschicht kommt nicht nur bei den Mammalien vor, sondern auch bei den übrigen Vertebraten mit Ausnahme der Vögel. Was die Bedeutung dieser Wucherung sein mag und warum sie bei den Vögeln fortbleibt, kann zur Zeit nicht entschieden werden. Es ist möglich, dass die Linse bei den niedrig organisierten Vorgängern der Wirbeltiere sich nur bis zu jenem Stadium entwickelt, welches der oben beschriebene 14 mm lange Schafembryonen zeigt, wie es auch Tiere gibt, bei denen sich das Gehörbläschen nie schliesst. Darnach konnte sich ein Zustand entwickeln, wie es der 7 mm lange Pristinus-Embryo zeigt, in welchem die Linsenblase um die Wucherung der passiven Stellen, wie um eine Stütze sich ausbildet. Dann wurden die Zellen durch Fasern verdrängt. Es kann sein, dass der Vorgang, den wir bei der Entwicklung der Linse einer Species sich abspielen sehen, eine ontogenetische Wiederholung dieser phylogenetischen Entwicklungsgeschichte ist.

Wir sind demnach über die erste Entwicklung der Linse bei den einzelnen Wirbeltierklassen gut unterrichtet, und eine erneute Untersuchung könnte nur die noch schwebende Frage zu entscheiden suchen, ob bei Amphibien gleichfalls eine Beteiligung der oberflächlichen Ectodermschichte an der Linsenbildung vorkommt, wie Korányi dies für alle Wirbeltiere annimmt — oder ob die erste Anlage als solide, zapfenförmige Verdickung der Grundschichte

(Nervenschichte) des Ectoblast auftritt, wie Götte dieselbe bei Bombinator gesehen. Der Mangel an getreuen Abbildungen der ersten Linsenentwicklung regt zugleich an, solche so gut als möglich herzustellen.

Ich untersuchte Embryonen von Triton, Salamandra, Bana und Bufo und beschreibe zunächst die Entwicklung der Linse von Triton an den beigegebenen Figuren. Die erste bemerkbare Erhöhung der Zellen der Grundschichte des Ectoderms gegenüber der inneren Wand der secundären Augenblase ist bei einem Embryo von 3 mm Länge sichtbar und in Figur 1 abgebildet. Das Plasma der Zellen ist stark gekörnt und die Kerne von auffallender Grösse sind in einer Lage angeordnet. Zwischen der scharf begrenzten Grundschichte und der helleren Deckschichte ist ein feiner Spalt sichtbar, der wohl der Conservierung zugeschrieben werden muss. Bei einem etwas älteren Embryo, Figur 2, ist die Zahl der Kerne in der Linsenplatte auf dem Querschnitt eine merklich grössere und die Anordnung derselben in einem stark gekrümmten Bogen zeigt die kommende Bildung der Linsengrube an. Zunächst ist aber durch die gleichzeitige Dehnung der Zellkörper ein stärkeres Auseinanderweichen der beiden ectodermalen Zelllagen vermieden. Die Kerne der Linsenzellen bilden eine einfache Lage, zeigen jedoch an vielen Stellen die Tendenz aus derselben zu weichen. Das vorhandene Pigment in der Deckschichte gestattet eine scharfe Trennung beider ectodermalen Zelllagen. — Durch weitere Zellproduction wird der Umfang der Linsenanlage immer grösser und da die Zellen an Höhe nicht mehr zunehmen, entsteht zwischen beiden Ectoblastlagen ein centraler Hohlraum, die Linsengrube, Figur 3. Dieses Auseinanderweichen der Zellen muss einen beträchtlichen Widerstand erfahren, das zeigen die anfangs zackigen Ränder der Linsenzellen nach Innen zu.

Die Wand der Anlage besteht nach wie vor aus einer

einzigen Lage sehr hoher Cylinderzellen. Auf dem Schnitt glaubt man bei schwacher Vergrösserung allerdings zunächst ein mehrschichtiges Epithel vor sich zu haben, wird aber durch die Ausschnitte höher oder tiefer gelegener Kerne getäuscht, welche bei der halbkugeligen Form der Anlage auf jedem Schnitt in mehrere Schichten übereinander rücken. Dieses Verhalten ist auf der folgenden Abbildung 4 besonders deutlich, weil hier die Aushöhlung der Linsenanlage weiter fortgeschritten und der Schnitt etwas dicker ist. Trotzdem gelingt es bei enger Blende und starken Vergrösserung durch hohe und tiefe Einstellung die nicht genau in der Schnittebene liegenden Kerne zu erkennen und es sind dieselben auf der Figur im Ton heller gehalten. Wir haben es also auch hier noch mit einem einschichtigen, sehr hohen Cylinderepithel zu thun. Von einer Wucherung der Deckschichte, der passiven Schichte Korányi's, ist bei keinem Embryo etwas zu sehen, immer ist der Raum zwischen den auseinander gewichenen beiden ectodermalen Schichten scharf begrenzt und leer. Durch weiteres Wachstum der Linsenanlage bildet sich dieselbe zu dem Linsensäckchen um, dessen Wandung mit einem eingeschnürten Halsstück in die Basalschichte des Ectoderms übergeht, wie das die Figur 5 darstellt. Diese Einengung der Uebergangsstelle muss offenbar durch das Wachstum der umgebenden Ectodermschichte erfolgen, denn wie aus einem Vergleich hervorgeht, nimmt die Uebergangszone rasch an Durchmesser ab. Die Wand des Linsensäckchens besteht wie früher aus einer einzigen Lage sehr hoher und schmaler Cylinderzellen mit grossen ovalen Kernen. Dieselben gehen am Halsteil in die cubischen Elemente der basalen Ectodermschichte über, deren Kerne durchweg mehr runde Formen zeigen. Der scharfbegrenzte Hohlraum lässt sich als feiner Spalt bis an die äussere Schichte des Ectoblast verfolgen. Zu sagen wäre noch, dass die Bildung und all-

mälige Abschnürung der Linse nicht in senkrechter Richtung ihrer Axe zum betreffenden Abschnitt des Ectoderms erfolgt, sondern in schiefer Richtung und zwar so, dass das Halsstück an dem Linsenbläschen schliesslich excentrisch zu liegen kommt. Der vorliegende Schnitt der Figur 5 ist daher auch kein reiner Querschnitt. In diesem Stadium sind die ersten mesodermalen Zellen zwischen Linsenanlage und secundärer Augenblase vorhanden.

Die Art der nun folgenden Abschnürung von dem Ectoderm ist aus der Figur 6 zu ersehen. Die Zellen des Halsstückes vermehren sich, verdrängen den Hohlraum und legen sich so dicht aneinander, dass das Linsensäckchen sich in das geschlossene Linsenbläschen umwandelt und die basale Ectoblastschichte andrerseits wieder restituirt erscheint. Trotzdem bleibt der Zusammenhang beider Teile in früherer Breite erhalten. Derselbe wird dadurch gelöst, dass die eben erwähnten Zellen sich in zwei Epithellagen ordnen und zwischen denselben die Einschnürung bis zur völligen Durchtrennung sich steigert. Das abgeschnürte Linsenbläschen zeigt das in Figur 7 abgebildete Querschnittsbild. Seine Wand besteht auch jetzt noch aus einer einfachen Schichte von Cylinderzellen, deren Kerne in dem peripheren Abschnitt der Zellen liegen. Bei manchen Embryonen dieses Stadiums waren dicht am Lumen vereinzelte Kerne sichtbar und fast stets in Teilung begriffen. Häufiger beobachtete ich diese Kerne bei Salamandra. Die Zellen der Linsenwand sind in dem der secundären Augenblase gegenüberliegenden Abschnitt des Bläschens höher als in dem übrigen, so dass der Hohlraum eine excentrische Lage erhält. Das vollkommen regelmässige Epithel des Linsensäckchens zeigt nur an einer Stelle, eben der Abschnürungsstelle, eine Unordnung seiner Elemente. Es ist hier die Vereinigungsnaht ordentlich noch zu sehen und an

der Stellung und Form der Kerne zu erkennen. Die Grundschichte des Ectoderms zeigt keine Andeutung des Abschnürungsprocesses mehr und besitzt an der betreffenden Stelle sehr flache Elemente. Das allseitig scharf umkränzte Lumen des Linsenbläschens ist völlig leer; von Zellentrümmer, wie sie Korányi gesehen, ist keine Spur vorhanden. Doch ist dieser Befund leicht bei einem Ausschnitt der Linse zu bekommen und nur genügend geringe Schnittdicke lehrt, dass die scheinbar im Innern liegenden Zellen der Linsenwand selbst angehören.

Bei der Untersuchung von Rana war ich überrascht, gleichfalls denselben Einstülpungsvorgang zu finden, wie bei den Urodelen, da ich nach Götte's Darstellung für die Unke eine solide Anlage erwartet hatte. Die Figur 8 lässt aber keinen Zweifel bestehen, und zeigt eine völlige Uebereinstimmung mit der Figur 5 von Triton. Ob die Wand des Linsensäckchens gleichfalls aus einer einzigen Zelllage sich aufbaut, vermag ich nicht sicher zu sagen, halte es aber nach genauer Prüfung für wahrscheinlich. Unmittelbar nach der Abschnürung ist das jedenfalls der Fall. Die Umgebung des Hohlraumes ist stärker pigmentirt und derselbe hiedurch deutlich erkennbar. Eine Wucherung der ectodermalen Deckschichte (passiven Schichte) ist nicht vorhanden und das Innere des Linsensäckchens ist völlig leer.

Diese Resultate ergeben also eine gleichartige Entstehung der Linse bei Triton und Rana und lehren, dass dieselbe ausschliesslich ein Produkt der Grundschichte (activen Schichte) des Ectoderms ist, welches durch stärkeres Wachstum eines bestimmten Bezirkes, gegenüber der secundären Augenblase, das Linsensäckchen und durch endliche Abschnürung desselben, das Linsenbläschen erzeugt. Dabei findet bei Triton eine Aenderung des epithelialen Baues des in Frage kommenden Ectoblastgebietes nicht statt. Es

bleibt die Wand der Linsenanlage stets aus einer einzigen Lage von Zellen gebildet, welche nur an Höhe gewinnen. Die gegenteilige Angabe Korányi's ist daher wohl zu berichtigen. Von den allgemeinen Schlusssätzen desselben Autors über die übereinstimmende Entwicklung der Linse bei allen Wirbeltieren ist die Angabe, dass eine Wucherung der oberflächlichen Ectodermschichte bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Vögel vorkomme und dass diese Zellen erst die Linsengrube, dann die Linsenblase erfüllen, um endlich zu Grunde zu gehen, nach den geschilderten Befunden für die untersuchten Amphibien nicht zutreffend.

Es musste mich nun interessiren, die Linsenbildung bei einem weiteren Vertreter der Anuren zu untersuchen und ich that dies bei Bufo cin. Die Figur 11 stellt die eben abgeschnürte embryonale Linse auf dem Querschnitt dar. Dieselbe ist wirklich eine solide Bildung, oder besser gesagt, es ist die Lichtung des Bläschens von Zellen erfüllt, welche Mihalkovics und Korányi von der äusseren Ectodermschichte ableiten. Die Entwicklung zeigt jedoch, dass dies nicht der Fall ist. Auf Abbildung 9 erkennen wir die erste Linsenanlage als solide Verdickung der Grundschichte des Ectoderms. Die Structur der Anlage ist derart, dass die innerste Zelllage als gleichmässige, epitheliale Schichte erhalten bleibt wie bei Urodelen, während die napfförmige Vertiefung derselben von regellos gelagerten Zellen erfüllt ist. Es ist der Vorgang also doch eine versteckte Einstülpung. Eine Wucherung der Deckschichte des äusseren Keimblattes, welche diese inneren Linsenzellen liefern sollte, ist auch bei Bufo nicht vorhanden, und der bei diesem Embryo aufgetretene artificielle Spalt zwischen beiden Schichten ist durch seine scharfen Begrenzungslinien ein Beweis für die Unrichtigkeit dieser Annahme. Ein älteres Stadium ist in Figur 10 abgebildet. Es ist das Stadium des Linsensäckchens und entspricht den Figuren 5 und 8

von Triton und Rana. Auch hier geht die äussere epitheliale Zelllage der Linse an dem eingeschnürten Halsteil in die ectodermale Grundschichte über. Von einem Hohlraum oder auch nur von einem feinsten Spalt im Inneren des Säckchens ist noch nichts zu sehen; dicht gestellt liegen hier zahlreiche Kerne.

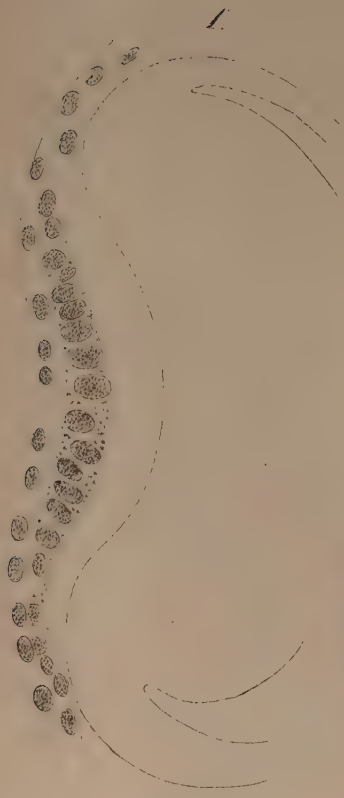
Betrachten wir aber die Anordnung derselben mit Rücksicht auf die nun folgende Abschnürung, so wird ein Teil der zugehörigen Zellen an der Restitution der ectodermalen Grundschichte, ein anderer an dem Schluss des Linsensäckchens Anteil haben und nur wenige central gelegene werden in das Innere des Linsenbläschens einbezogen werden. Ich zählte auch später in der abgeschnürten Anlage nicht mehr als 5 oder 6 eingeschlossene Zellen. Nach vollendeter Loslösung der Linse von dem äusseren Keimblatt begrenzen sich die hohen Cylinderzellen der Wand auch nach innen zu schärfer, wie dies in der Figur 11 klar hervortritt, und durch allmälichen Zerfall und Resorption der Binnenzellen wird der centrale Hohlraum des Linsenbläschens frei.

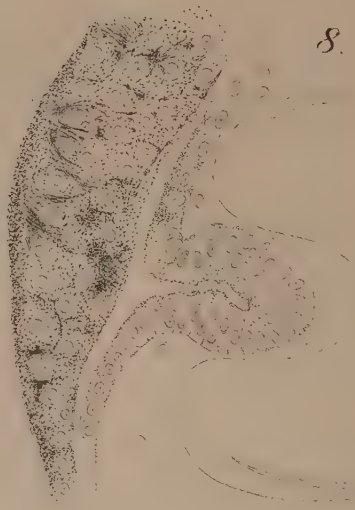
Auch bei Bufo ist folglich die Linse eine Bildung der Grundschichte des Ectoderms, von der auch die Zellen im Innern des Linsensäckchens und Bläschens abstammen und es liegt folglich, wie zu erwarten, keine principielle Differenz mit den Urodelen vor, denn dass ein Organ sich in dem einen Fall gleich durch Einstülpung, in dem anderen zunächst durch eine solide Wucherung sich bildet, und nachträglich sich aushöhlt, ist eine bekannte Erscheinung und ohne wesentliche Bedeutung. — Es kommen übrigens auch bei Urodelen Binnenzellen in der Linsenanlage vor; so sah ich solche einmal bei einem Embryo von Salamandra atra, allerdings in ganz geringer Zahl. Die Angabe Götte's, dass sich die Linse von Bombinator als solide Verdickung der Nervenschichte des Ectoderms bilde, halte ich nach diesen Beobachtungen für durchaus möglich und den Vorwurf

Balfours, dass es sich hier um einen Irrtum handeln müsse, für unberechtigt.

Es ist nach diesem Resultate nötig, nochmals die erste Linsenbildung bei Säugetieren zu untersuchen. Eine Aufgabe, der ich aus Mangel an einwandfreiem Material zur Zeit nicht nachkommen konnte.

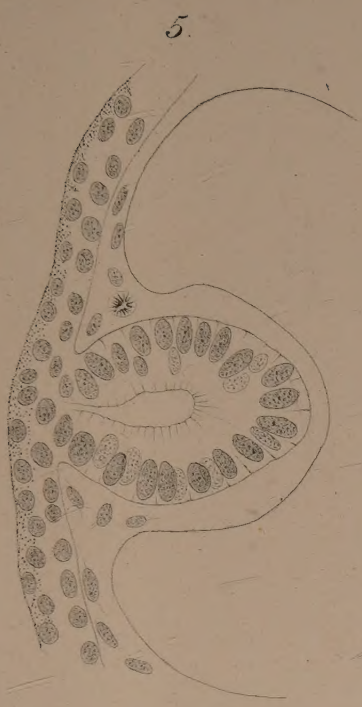
Zum Schlusse erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. Rüdinger für die mir gegebene Aufgabe und Herrn Privatdocent Dr. Mollier für die freundliche Unterstützung bei der Ausarbeitung herzlich zu danken.



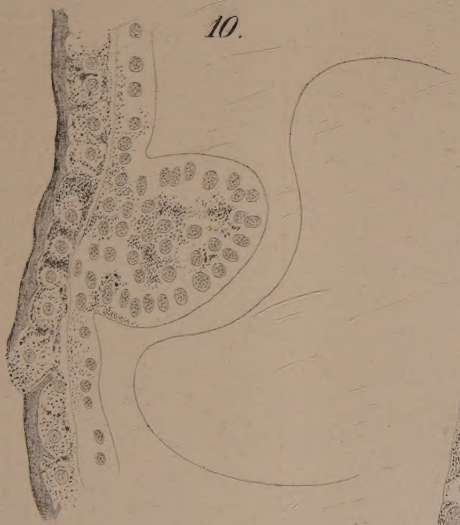


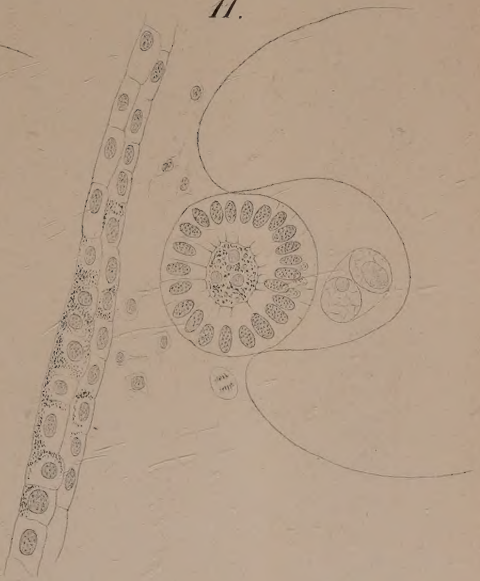
C. Krapf gez. u. lith.

4.


5.

6.


10.


11.